Albrecht, A. — Das achsenskelet der teliostier. (1902).

Zur Entwicklungsgeschichte des Achsenskeletes der Teleostier.

Inaugural-Dissertation
der
mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg
zur
Erlangung der Doktorwürde
vorgelegt von

Adolf Albrecht
aus Brakel, Rgbzk. Minden.

STRASSBURG i. E.
Buchdruckerei C. & J. Gœller, Magdalenengasse 16
1902.

Vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität zu Strassburg ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Goette spreche ich an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank aus für die Anregung zu dieser Arbeit und das rege Interesse, welches er dem Verlauf derselben entgegen zu bringen die Güte hatte.

Zur Entwicklungsgeschichte des Achsenskelets der Teleostier.

Bei dem heutigen Formenreichtum, den die Teleostier uns darbieten, ist es erklärlich, dass die Untersuchungen über ihr Achsenskelet noch lange nicht auf alle Haupttypen dieser Fischklasse ausgedehnt worden sind. Wir sind daher noch weit davon entfernt, alle Fragen über die Entstehung jenes Skelets in ausreichender und bestimmter Weise beantworten zu können. Entsprechend ihrer Stellung im System, in welchem die Knochenfische einen extremen Zweig, der sich wahrscheinlich von den Vorfahren der Ganoiden abgezweigt hat, repräsentieren, hat sich ihre Wirbelsäule in einer ganz bestimmten Richtung fortentwickelt und weicht daher von derjenigen der anderen Vertebraten in auffälliger Weise ab. Wenn wir schon am Teleostierschädel das knorpelige Primordialcranium durch zahlreiche Verknöcherungen, Deck- und Zahnknochen, oft bis zur Unkenntlichkeit verdeckt sehen, so geht die Verdrängung des Knorpels an der Wirbelsäule der Knochenfische noch viel weiter, so dass in manchen Fällen knorpelige Teile kaum noch angelegt werden.

Dies erschwert natürlich die Vergleichung der einzelnen Wirbelanlagen mit denen anderer Fische und daher finden wir bei einer Durchsicht der vorhandenen Litteratur über die Entwicklung der Chorda und der Wirbelsäule der Knochenfische meist erhebliche Meinungsverschiedenheiten, sowohl über Thatsachen, wie über Homologien der untersuchten Teile.

Lotz giebt bei Gelegenheit der Untersuchung der Skeletteile des Schwanzendes mehrerer Toleostier eine kurze Beschreibung der Entwicklungsgeschichte dieses Abschnittes bei Salmo salar. An der Chorda findet er nur eine faserige Scheide.

Eine aktive Beteiligung der Chorda sammt Scheide an der Wirbelkörperbildung ist nach ihm nicht vorhanden, dieselbe geht vielmehr in dem die Chorda umgebenden „lockigen“ Bindegewebe vor sich und es umwächst das Knochengewebe die Chorda von unten nach oben. Während nun im Anfange die Wirbelkörper noch keine Verengerung der Chorda bewirkt haben, sondern einfache Ringe darstellen, deren Weite dem Durchmesser der Chorda entspricht, erscheinen die zwischen den Wirbelkörpern gelegenen Abschnitte der Chordascheide eingestülpt. Bei der Weiterentwicklung kehrt sich dieses Verhältnis um, so dass dann die Abschnitte der Chorda innerhalb der Wirbelkörper als die verengten erscheinen.

Cartier beschreibt eine zellenlose Scheide, welche aus zwei Schichten besteht, der faserigen Scheide und der Elastica externa. Die Corda und ihre Scheiden bestimmen wesentlich die Form und Struktur der Wirbelsäule. Aehnliche Angaben waren schon vor ihm von J. Müller, A. Müller, Kölliker und Gegenbaur gemacht, vermutet und bezweifelt worden. In der Elastica externa am Ansatzpunkt der unteren Bogen findet nach Cartier die erste Knochenablagerung aus osteoïder Substanz in Gestalt einer

knöchernen Lamelle statt, welche wie eine Spange die Chorda umwächst. Es erweitert sich durch Wachstum die Chorda intervertebral, wodurch die spätere biconcave Gestalt des Wirbels in ihren Grundzügen beendet ist. Die Chordascheide fungiert in den intervertebralen Abschnitten als Ligamentum intervertebrale internum, das von dem Chordagerüst gestützt wird. Die Elastica externa bleibt nur an den intervertebralen Teilen bestehen und ist ihre elastische Natur keinesfalls bewiesen.

Goette konnte, gestützt auf eigene Untersuchungen, die er an den verschiedensten niederen Vertebraten und zuletzt an einer grossen Anzahl von Teleostiern ausführte, seinen Schlussfolgerungen und Vergleichungen eine breitere Grundlage geben. Die Chordaentwicklung beschreibt er im Anschlusse an die gleiche Bildung bei Amphibien, Ganoiden und Plagiostomen. Bei der Vacuolisierung entsteht aus den an die Peripherie gedrängten Protoplasmaresten und Kernen zunächst eine protoplasmatische Rindenschicht, in der Zellen sich erst secundär ausbilden können.

Goette begründete den allgemein giltigen Satz, dass die Wirbelbögen die Doppelkegelform des Wirbelkörpers und damit den Gegensatz von vertebralen und intervertebralen Abschnitten hervorrufen. Da die Wirbelbögen in Anpassung an die Segmente entstanden, so bedingen letztere somit die Gliederung der ganzen Wirbelsäule. Die Anlage des primären Wirbelkörpers geht von der innersten, sich dicht an die Chorda anlegenden Schicht des perichordalen Gewebes aus (äussere zellige Chordascheide); der secundäre Wirbelkörper, von dem es bei Teleostiern zahlreiche Typen giebt, schliesst dann auch die Basis der Bögen in sich ein. Bei Anguilla und besonders bei Echineis tritt eine Vergrösserung des die Bogen bedeckenden Knochengewebes zu breiten Knochendächern ein.

Knorpelstücke, welche bei Esox zwischen Rückenmark und oberem Längsband sich an die Innenseite der oberen Bogen anlehnen, sind für die Homologa der Intercalaria der Selachier zu halten. Was die Anhänge der Wirbelsäule betrifft, so begründete

Goette die richtige Auffassung über den Unterschied zwischen Pleuralbögen der Teleostier einerseits und den Rippen der Selachier, Amphibien und Amnioten andererseits.

Grassi untersuchte Salmoniden, Esociden und Cyprinoiden, ferner Clupeiden und Anguillen. Er hält es für wahrscheinlich, dass die eigentliche Scheide der Chorda durch Abscheidung aus der epitheliomorphen Schicht, der Rindenschicht der Chorda, entstehe, die elastische Scheide dagegen auf Kosten des sie umgebenden perichordalen Gewebes wächst. Die Vacuolen entstehen durch Auflösung der Zellen. Auf die Homologie der einzelnen Teile geht Grassi nicht weiter ein, da, wie er bemerkt, die Kenntnisse eben derselben bei andern Fischen ungenügende seien. Der Knorpel ist bei Teleostiern in grosser Rückbildung begriffen und da, wo sich kein Knorpel mehr bildet, hat sich eine Verkürzung der Entwicklung eingestellt. Die Knorpelstücke zwischen dem Rückenmark und oberen Längsband hält Grassi für Homologa der Dornfortsätze, wenn er auch eine Aehnlichkeit mit den Intercalaria neuralia der Selachier zugeben muss. Die Mitwirkung der Membranen der Chorda an der Bildung des Wirbelkörpers ist nach ihm ausgeschlossen. Beim Hecht fand er inmitten des Wirbelkörpers Knorpel, ohne über den Ursprung einen sicheren Aufschluss geben zu können.

Der Knochen bildet bei Teleostieren für eine nicht kurze Zeit und in einem nicht unbedeutenden Maasse eine zellenlose Substanz, vollständig dem Dentin vergleichbar. Das Knochengewebe ist eine Modification des letzteren. In der Auffassung über die unteren Bögen und Rippen weicht er von derjenigen Goette's ab.

Scheel's Arbeit war ursprünglich dazu bestimmt, die Rippen einer Bearbeitung zu unterziehen; bei dieser Gelegenheit geht er auch auf die Entwicklung der Chorda und Wirbelsäule näher ein. Als Untersuchungsmaterial diente in erster Linie Rhodeus amarus, ferner Phoxinus, Salmo und Anguilla. Von den beiden Membranen der Chorda (Elastica externa und eigentliche Chordascheide) sah

er bei Rhodeus die Elastica später entstehen, als die Chordascheide und als Matrix der ersteren sieht er die sceletogene Schicht an. Als Vorknorpel bezeichnet er eine Uebergangsform vom Bindegewebe zum hyalinen Knorpel. Bei Rhodeus unterscheidet Scheel Neurapophysen und Parapophysen, welche aus einheitlicher Basis entstehen. Untere knorpelige Bögen fehlen bei Rhodeus, sie werden nur angedeutet durch gewisse Bindegewebszüge unterhalb der Aorta. Die Caudalbögen der Teleostier sind ventral gelagerte Parapophysen, also Teile der oberen Bögen; dagegen sind die genannten Bindegewebszüge Homologa der unteren Bögen des Urodelenschwanzes, der Selachier- und Ganoidenhämalbögen. Die knorpelige Basis der oberen Bögen sitzt der Elastica externa unmittelbar auf, bei älteren Tieren dagegen auf einem die Chorda umschliessenden Knochenring, dem amphicoelen knöchernen Wirbelkörper. Der periostale Knochenmantel verdrängt allmählich den Knorpel der Bögen. Bezugnehmend auf die schon erwähnten Knorpelstücke, hält Scheel sie für den eigentlichen dorsalen Abschluss der oberen Bögen als phyletisch ältere Bildung. Was die Rippen sowie das untere Bogensystem angeht, so weicht er in der Deutung von den anderen Autoren ab.

Ussow, welcher der Verfasser der neuesten Arbeit über die Entwicklung der Teleostierwirbelsäule ist, gründet seine Resultate hauptsächlich auf die Untersuchungen von Gasterosteus aculeatus, in einzelnen Fällen werden auch Leptocephalus und einige andere Teleostier erwähnt.

Die Elastica externa entwickelt sich nach ihm später, als die faserige Scheide. Die erstere entsteht durch den Einfluss des Druckes der äusseren Schicht der faserigen Scheide zu elastischem Stoffe; auch treten elastische Fasern vom umgebenden Gewebe zur Elastica externa hinzu. Bei Gasterosteus fand er Vacuolen in der Chordascheide, welche wieder verschwinden. Streifungen der Chordascheide — in den vertebralen Teilen mehr longitudinale, in den intervertebralen dagegen mehr circulare — entstehen durch gewisse Pressionen von seiten des umgebenden Gewebes. Bei Leptocephalus

giebt Ussow keine Elastica externa an, auch verläuft hier die faserige Scheide nicht gleichmässig um die Chorda; jene zweite ihr aufgelagerte Schicht stammt vom perichordalen Gewebe ab. Das hauptsächlich von den Sclerotomen sich herleitende perichordale Gewebe wird durch Einwanderung von Elementen aus dem Blute vermehrt, wobei er sich hauptsächlich auf seine Untersuchungen an Ammocoetes und auf frühere von Goette allgemein angegebene Befunde stützt.

Die Abscheidung der Knochensubstanz fängt auf den Gipfeln der intervertebralen Verdickungen der Chordascheide unmittelbar über der Elastica an; es wird auch zunächst (Gasterosteus) an den intervertebralen Abschnitten die Knochensubstanz ohne jede Unterbrechung abgeschieden und erst später nach Auflösung dieser Schicht tritt eine Trennung in einzelne Wirbelkörper ein. Die faserige Scheide verknöchert in den vertebralen Teilen. Die intervertebralen Verdickungen der faserigen Scheide, deren Wachstum vom Chordaepithel abhängt, bedingen zum Teil die Biconcavität des Fischwirbels. Ussow unterscheidet zwischen oberen und unteren Rippen als Fortsätze der Basen der unteren Bögen. Ferner können in einigen Fällen (Gasterosteus, Hippocampus) die unteren Bögen, indem sie ihre Lage ändern, zu den Basen der oberen Bögen emporsteigend in ihrem vollen Umfange sowohl zu oberen, als auch zu unteren Rippen werden. Im Schwanze von Gasterosteus kommen Verbindungen vor von dermalen Knochenplatten mit Teilen des Achsenskelets.

Ausser diesen Arbeiten, welche die Entwicklung der Chorda und der Wirbelsäule der Knochenfische mehr oder weniger eingehend behandeln, finden sich noch zahlreiche Angaben von andern Forschern, welche ihre an anderen Tierklassen gewonnenen Resultate auch auf die Teleostier ausdehnen oder letztere in den Bereich der Vergleichung hineinziehen.

Mihalkowicz fand bei 20—30 tägigen Lachsembryonen um die periphere Lage der Chordazellen glatte Bindegewebszellen sich anlegen und durch Aufteilung, Abplattung und Verschmelzung zur Chordascheide werden.

Schon mehrfach widerlegt sind die Angaben Lwoff's, dass in den Vacuolen der Chorda Gasblasen enthalten seien, und die zellenlose faserige Scheide aus Bindegewebsfibrillen bestehe mit den Resten derjenigen Zellen, die durch Oeffnungen der Elastica in dieselbe vom umgebenden Gewebe eingewandert seien.

Wichtig sind die Feststellungen von Klaatsch über die Entstehung der Chordascheiden. In einer früheren Arbeit lässt er die Elastica externa von seiten des umgebenden Gewebes entstehen. Später, durch eine Mitteilung von Claus über die Selachier aufmerksam gemacht, fand er bei erneuten Untersuchungen, dass alle Fische eine von der Chorda gebildete elastische Membran — die primäre Chordascheide — besitzen, an deren innerer Seite dann später bei den höheren Chordaten die Faserscheide — secundäre Chordascheide — entsteht. Zu demselben Resultat kommt v. Ebner durch Untersuchungen an Ammocoetes und behauptet dasselbe für alle Ichthyopsiden. Gleiches giebt Bergfeldt für Alytes obstetricans an, während Kapelkin neuerdings für die Amphibien eine andere Ansicht kund giebt, indem nach ihm bei Triton die Absonderung einer Elastica externa ziemlich spät vor sich geht.

Von Hasse existieren 6 Abhandlungen über die Cyclostomen, Ganoiden, Selachier, Dipnöer, Urodelen und Anuren. Wenn er nun auch die Teleoster nicht untersucht hat, so sind doch die Befunde an den nahe verwandten Ganoiden für die Beurteilung der Teleostierchorda von Wichtigkeit. Er findet bei diesen auf frühen Stadien innerhalb der Cuticula chordae eine Trennungslinie, durch welche dieselbe in zwei Schichten zerlegt wird. Für einige andere der obengenannten Vertebraten stellt er das Vorhandensein einer Cuticula sceleti auf und geht im Gegensatz zu Klaatsch von einer Stammform aus, welche eine vom Chordaepithel gebildete Scheide und eine vom perichordalen Gewebe her entstandene Cuticula sceleti besessen hat.

Für die nachfolgenden Untersuchungen dienten als Material Embryonen und junge Exemplare von Salmo salar, Salmo fario und Coregonus Wartmanni. Dieselben wurden zum Teil in Sublimatessigsäure, zum Teil in Chromessigsäure fixiert, in Alkohol gehärtet und nach Paraffineinbettung in Quer-, Sagittal- und Frontalschnitte zerlegt. Als Färbemittel dienten — teils für ganze Stücke, teils für Schnitte — Boraxcarmin, Paracarmin; Holzessigcarmin; auch kamen einige Doppelfärbungen zur Anwendung. Als Entkalkungsmittel der Knochen älterer Stadien wurde hauptsächlich die Gage'sche Flüss'gkeit verwendet (cf. Meyer, microsc. Technik).

Zu Vergleichszwecken dienten einige Schnittserien von Petromyzon, Acipenser und Mustelus vulgaris sowie Torpedo, die mir durch die Freundlichkeit meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Goette zur Verfügung gestellt wurden.

Die Entwicklung der Chorda und der Chordascheiden.

Die ersten Stadien, welche zur Untersuchung kamen, waren Embryonen von Coregonus Wartmanni, etwa 5—6 Tage nach der Befruchtung. Auf Querschnitten sieht man die Chorda in der hinteren Körperhälfte ventral noch ohne sichtbare Grenze mit dem Entoderm zusammenhängen. Ihre Zellen liegen in mehreren Reihen übereinander und greifen unregelmässig ineinander. Dorsal nach dem Rückenmark hin und ebenso seitlich, wo die Chorda an die Seitenplatten stösst, bildet bereits eine feine Linie die Umgrenzung. Verfolgt man eine Serie von Querschnitten von hinten nach vorn, so bemerkt man bald eine deut. Grenze auch zwischen Entoderm und Chorda. Gleichzeitig beginnen sowohl die Zellen der Chorda, wie auch die des Entoderms eine veränderte Stellung anzunehmen, indem sie gleichsam eine radiäre Anordnung um einen Mittelpunkt zeigen. Die Gestalt der Chorda, welche eine viereckige mit abgerundeten Ecken war, geht über in eine fassförmige und endlich in eine mehr oder weniger runde. Wie schon alle früheren Autoren erkannten, tritt die Differenzierung des Chordagewebes zuerst in den vorderen Körperabschnitten auf, um dann allmählich nach hinten fortzuschreiten, so dass man an einem Embryo sehr verschiedene Stadien der

Entwicklung beobachten kann. Dorsal bleibt zunächst die Chorda dem Rückenmark, lateral den Muskelsegmenten und ventral dem Entoderm dicht angelagert. Es sei gleich erwähnt, dass in gewissen Körperabschnitten ventral der hypochordale Strang sich anlegt, der noch später zu erwähnen sein wird.

In ein wenig älteren Stadien sind auf Querschnitten sichtbare Zellgrenzen nicht mehr nachzuweisen; die Chorda bildet scheinbar einen rundlichen Strang, mit Protoplasma und ziemlich grossen Kernen angefüllt; Kernteilungsfiguren sind sehr häufig anzutreffen, und liegen die Kerne seltener im Centrum als vielmehr nach der Peripherie zu.

Um über die Form und Anordnung der Zellen in diesen Stadien die richtige Anschauung zu gewinnen, muss man zu Längsschnitten greifen. Die Zellen liegen nicht mehr übereinander, sondern haben sich so aneinander verschoben, dass jede Zelle nunmehr die ganze Höhe der Chorda einnimmt und eine scheibenförmige, von hinten nach vorn abgeplattete Gestalt besitzt (Fig. 1). Man gewinnt an Sagittalschnitten den Eindruck, als lägen die Zellen „geldrollenähnlich" hintereinander. Dadurch jedoch, dass an einigen Stellen das Protoplasma zusammengedrückt ist, liegen auch häufig die feinen Zellmembranen fast dicht aufeinander, während an anderen Stellen das Protoplasma als deutliches Band sichtbar bleibt. Die darin befindlichen Kerne erscheinen im Durchschnitte etwas länglich. Da man auf Frontalschnitten dieselben Bilder erhält, so kann die Form der Zellen und Kerne nur eine scheibenförmige, abgeplattete und runde sein.

Das vordere Ende der Wirbelsaite endet mit abgestumpfter Spitze im Bereiche der späteren Schädelbasis, während das hintere Ende zunächst noch ohne Grenze in indifferente Zellen ausläuft, später in der Medianebene verbreitert und seitlich zusammengedrückt erscheint, um schliesslich, wenn der Umbildungsprocess bis ans Ende vorgedrungen ist, in die typische, nach aufwärts gebogene, zugespitzte Form überzugehen. Goette beschrieb zuerst diese jüngsten Stadien der Chordaentwicklung und ist nach

ihm die Entwicklung im Anfange die gleiche bei den Ganoiden und Selachiern und eine ähnliche bei Amphibien, nur dass hier die Zellen in mehreren Lagen ineinandergreifen.

Während kurz nach der Bildung der Chorda von einer eigentlichen Membran bezw. Cuticula noch nicht die Rede sein kann, bildet sich bald nachher bei Embryonen von etwa 3—4 mm Länge an der Peripherie eine sehr feine, stark lichtbrechende Grenzlamelle aus, welche in den Anfängen gleichsam durch Zusammenfliessen der peripheren Schicht der Chordazellen entstanden gedacht werden könnte. Sie nimmt an Dicke und Deutlichkeit etwas zu und stellte somit die von Klaatsch sogenannte „primäre Chordascheide“ dar (Fig. 1, 2, 3 u. folg. *e*). Ich erwähne gleich, dass diese zuerst auftretende cuticulare Abscheidung gleichzusetzen ist der Elastica externa, Limitans externa oder Oberhäutchen der Autoren. Ihre elastischen Eigenschaften wurden hauptsächlich dargelegt durch die Untersuchungen von Retzius, v. Ebner u. a.; man bemerkt an ihr sehr oft eine Neigung zum Einrollen, besonders an solchen Schnitten, auf denen sie aus irgend einem Grunde künstlich durchtrennt ist. Auch auf den späteren Stadien zeigt sie niemals ein sehr merkliches Dickenwachstum, wie es die gleich zu erwähnende faserige Chordascheide stets zu erkennen giebt. Da ein perichordales Gewebe, d. h. Mesenchym zur Zeit der Entstehung der primären Chordascheide noch fehlt, so ist eine Ableitung der letzteren ausserhalb der Chorda nicht möglich und kann sie nur ein Produkt der in diesen Stadien noch keine Vacuolenbildung zeigenden Chordazellen sein.

Bei Embryonen von Coregonus W., etwa 7 Tage nach der Befruchtung, treten in der Chorda die ersten kleinen Voenolen auf (Fig. 1). Es erscheinen im Innern der Zellen kleine bald etwas längliche, bald mehr runde, durchsichtige und mit klarer Flüssigkeit gefüllte Räume und zwar bemerkt man sie meistens zuerst in der Nähe der Kerne. Durch ihren Druck wird der Kern häufig an einem Ende etwas abgeplattet. Die Vacuolen vergrössern sich und schieben sowohl das Protoplasma als auch den

Kern vor sich her. Die entstehenden Vacuolen üben einen Druck aus auf die noch nicht vacuolisierten benachbarten Zellen und drängen deren Protoplasma nach der Peripipherie oder nach dem Ort des geringsten Widerstandes auseinander. Dadurch dass nun in allen Zellen und zwar in verschiedener Höhe jene mit klarer Flüssigkeit gefüllten Räume auftreten, werden die ursprünglichen scheibenförmigen Zellen teils zusammengedrückt, teils ausgebuchtet, so dass man ihre erste Anordnung nicht mehr übersehen kann (Fig. 2, 3). Protoplasma sowie auch ein Teil der Kerne wird an die Peripherie gedrängt, während man daneben auch vereinzelte Kerne in der Mitte vorfindet, gleichsam eingekeilt zwischen zwei Scheidewände. Die Scheidewände zweier Vacuolen bezw. ihrer ursprünglichen Zellen verschmelzen fest mit einander zu einfachen Membranen, welche sich nicht mehr in ihre Bestandteile zerlegen lassen. Das Protoplasma der Zellen findet sich zunächst in sehr unregelmässiger Lage in den peripheren Teilen der Chorda; oft bemerkte ich auch, dass eine Vacuole ganz dicht an die Chordascheide grenzte. Im weiteren Wachstum wird die Anordnung der peripherischen Lage immer regelmässiger; es finden sich zahlreiche Kerne unregelmässig zerstreut in ihr vor. Wir können dann mit Goette von einer „protoplasmatischen Rindenschicht“ sprechen, welche hervorgegangen ist aus Zellresten; denn in den entsprechenden Stadien sind wirkliche Zellen nicht nachzuweisen. Durch Versuche, welche ich mit Argentum nitricum machte, konnten Zellgrenzen nicht dargestellt werden. Etwas später jedoch bilden sich wieder vollkommene Zellen aus und bemerkt man auf Flächenbildern eine regelmässige Anordnung der Kerne mit helleren Zellgrenzen dazwischen. Diese Rindenzellschicht flacht sich beim fortschreitenden Vacuolisierungsprozess ab und bleibt, so lange die Chorda noch nicht durch die umgebenden, ihr aufgelagerten Teile beeinflusst wird, in dieser Form vorläufig bestehen (Fig. 11, 12). Für die genannte Rindenzellschicht wird von fast allen Autoren die von Gegenbaur eingeführte Bezeichnung „Chordaepithel“ gebraucht; Grassi spricht von einer epitheliomorphen Schicht. Nach der

Entstehung dieser Schicht und nach ihrem Zusammenhange mit dem Gallertkörper sowie mit dem vacuolenhaltigen Chordagewebe ist allenfalls Grassi's Ausdruck zulässig, die Bezeichnung „Chordaepithel" aber als missverständlich zu vermeiden. Die weitere Ausbildung der Vacuolen geht nun immer von der Rindenschicht so vor sich, dass kleinere Vacuolen immer grösser werden und gleichzeitig, durch nachfolgende verdrängt, nach der Mitte vorrücken. Einen Kern findet man meist der Wand dicht angelagert, von Protoplasma dagegen sind kaum Spuren nachzuweisen. Die Vacuolen entstehen nach dem Angeführten nur intracellulär; eine Sicherheit dafür, ob mehrere derselben in einer ursprünglichen Zelle entstehen, konnte ich nicht erlangen. Jedenfalls aber glaube ich häufiger zu bemerken, dass kleinere Vacuolen confluieren und zu einer grösseren zusammenfliessen. Man muss annehmen, dass nach und nach eine grössere Menge embryonaler Flüssigkeit in die Räume gelangt, wenn auch ein gewisser Verbrauch des vorhandenen Protoplasmas nicht von der Hand zu weisen ist. In Hinsicht auf die phylogenetische Entstehung von Vacuolen dürfte ein Hinweis gestattet sein, dass in allen embryonalen Geweben bekanntlich vereinzelte Vacuolen auftreten können, wie dies auch Ussow angiebt. Für die Angabe Lwoff's, dass in den Vacuolen Gasbildung stattfinde, sind keinerlei Beweise vorhanden. Die Kerne in den einzelnen Vacuolen werden auf späten Stadien atrophisch und verschwinden gänzlich. Es stellt dann der sog. Chordastrang nur noch ein Fachwerk dar mit sich allmählich verdickenden Wänden, das wohl aus Zellen entstanden ist, dessen jede Vacuole aber keine Zelle im wahren Sinne des Wortes mehr darstellt. Diese Thatsache wurde von Goette bereits richtig erkannt.

Nach Ausbildung einer Rindenzellschicht von ziemlich regelmässigem Aussehen, bemerkt man bei Embryonen von Coregonus W. von etwa 9 mm Länge, ferner bei Salmo salar und fario etwa kurz vor dem Ausschlüpfen — 10 bis 12 mm Länge — und zwar zuerst im vorderen Teile des Rumpfes an der Innenseite der be-

reits vorhandenen dünnen „primären Chordascheide“ s. Elastica externa eine dünne homogene Membran (Fig. 9), die demnach innen von der Rindenzellschicht und nach aussen von der Elastica begrenzt ist. Im weiteren Verlaufe tritt sie auch in den hinteren Körperabschnitten auf, wobei sie hier immer etwas dünner bleibt, als in den vorderen Abschnitten. Im Schwanzende tritt sie daher am spätesten auf, was wohl damit zusammenhängt, dass im Schwanzabschnitt der Chorda sowohl die Vacuolisierung, als auch die Rindenzellschicht am spätesten zur Ausbildung gelangt.

Die erwähnte Membran, welche nach Art ihrer Entstehung nur als ein Produkt der Chorda und zwar speciell der Rindenzellschicht aufgefasst werden kann, stellt nun die „secundäre Chordascheide“ (Klaatsch) oder die Faserscheide (Aut.) dar. Während die primäre Chordascheide immer sehr dünn bleibt, verdickt sich die Faserscheide im späteren Verlaufe der Entwicklung immer mehr und erreicht bei Teleostieren eine ansehnliche Mächtigkeit (vergl. Fig. 15, 18). Ihr vertebrales Wachstum wird allerdings durch die spätere Bogenbildung beeinflusst, dagegen bildet sie in den intervertebralen Abschnitten ringförmige Anschwellungen. Ich nehme mit Ussow an, dass das Wachstum der Faserscheide wesentlich von der geringeren oder stärkeren Entwicklung der Rindenzellschicht abhängig ist.

Was die Struktur der „secundären Chordascheide“ anbetrifft, so erscheint sie bei Boraxcarminfärbungen und nachherigem starken Ausziehen mit 70 % Salzsäurealkohol als eine homogene, durchsichtige, strukturlose Membran und ist sie durchaus zellenlos. Bei gewissen Färbungen (Paracarmin, Holzessigcarmin) zeigt sie besonders bei älteren Embryonen eine feine concentrische Faserung. Die Fasern sind von ausserordentlicher Feinheit und verlaufen an einzelnen Stellen ausgesprochen wellig. Gegen Reagentien wie Kalilauge und Säuren verhält sie sich aufquellend, und es legt sich dann die primäre Chordascheide, die ihr aussen dicht angelagert ist, etwas in Falten (vergl. Scheel Taf. I, Fig. 6). Wenn man frische Embryonen mit verdünnter Kalilauge behandelt,

so tritt ein schnelles Auflösen der Vacuolen und der Rindenzellschicht ein, während die primäre sowie die secundäre Chordascheide diesem Reagens längere Zeit zu widerstehen vermögen, und zwar die erstere am längsten. Auf gut gelungenen Querschnitten verlaufen beide Chordascheiden glatt und ohne Faltenbildung; auch dürfte in Wirklichkeit der wellige Verlauf der feinen Streifung in der Faserscheide nicht vorkommen, sondern eben nur eine Quellungserscheinung sein.

Fast alle Autoren (Kölliker, Gegenbaur, Goette, Grassi, Scheel, Ussow) stimmen darin überein, dass die Faserscheide als ein Produkt der Chorda und zwar ihrer äusseren Rindenschicht (Chordaepithel) aufgefasst werden müsse, im Gegensatze zu Mihalkowicz und Lwoff, die die Abstammung dieser Scheide vom perichordalen Gewebe ableiten. Die Faserung und Streifung setzt daher der Letztere der Bindegewebsfibrillenbildung gleich. Es findet sich aber bei ihrer ersten Entstehung wie auch später niemals eine Spur von Zellen oder Zellenresten, so dass ich mit den meisten anderen Forschern annehme, dass die bemerkbare Streifung lediglich der Ausdruck der nach einander folgenden Abscheidungen, und zwar in geschichteten Lagen, von seiten der Rindenzellschicht darstellt. Die Annahme Ussow's, dass die Faserbildung durch gewisse Pressionen von umgebenden Organteilen hervorgerufen werde, erscheint etwas umständlich. Die beschriebenen Ergebnisse meiner Untersuchung schliessen eine Entstehung beider Chordascheiden von seiten des umgebenden perichordalen Gewebes für die Teleostier mit Sicherheit aus. Dadurch, dass die Faserscheide an der Innenseite der „primären Chordascheide“ entsteht, und erstere beständig in die Dicke wächst, entfernt sich letztere immer mehr von ihrer früheren Matrix. Daher ist es erklärlich, dass die Elastica zu keiner Zeit ein merkliches Dickenwachstum zeigt. Die von Ussow erwähnten Vacuolen in der Faserscheide, welche bald wieder verschwinden, auch keine künstlichen Gebilde sein sollen, habe ich bei meinen Exemplaren von Coregonen und Salmonen nirgends vorgefunden, auch erwähnt solche keiner der andern Autoren (Goette, Grassi, Scheel etc.).

Wenn nun eine Entstehung der „primären Chordascheide“ von dem perichordalen Gewebe ausgeschlossen ist, so braucht auch nicht für ihr weiteres Wachstum in der Fläche ein Hinzukommen von elastischen Elementen seitens des genannten umgebenden Gewebes angenommen zu werden, wie dies von Ussow geschieht.

Kölliker ist der einzige Forscher, der als innere Begrenzung der Faserscheide auch bei Teleostiern eine Elastica interna bestimmt angiebt. Dieselbe wurde zuerst von Goette und auch von allen neueren Autoren bestritten. Wenn sich eine innere feinere Linie als Grenze an der genannten Scheide zeigen sollte, so sind es nur die innersten Schichten derselben.

Bis zu dem Zeitpunkte, in dem durch die Bogenbildung die erste Anlage der Gliederung der Wirbelsäule in Wirbel gegeben wird, zeigt die Chorda sammt ihren Scheiden keinerlei Unebenheiten, und es bildet ihre äussere Begrenzung, abgesehen von dem aufwärts gebogenen hinteren Ende überall eine gerade Linie. Wir haben also von innen nach aussen folgende 4 Schichten:

1. Das Vacuolengerüst.
2. Die Rindenzellschicht.
3. Die secundäre Chordascheide. (Faserscheide).
4. Die primäre Chordascheide. (Elastica externa).

Das weitere Wachstum der Chorda unterliegt in der Folge wesentlichen Einflüssen des umgebenden, sich immer mehr nach bestimmten Richtungen differenzierenden Gewebes.

Die Entwicklung des perichordalen Gewebes und der knorpeligen Wirbelteile.

Wie oben erwähnt wurde, liegt auf frühen Stadien der Chorda dorsal das Rückenmark, seitlich die Muskelplatten und ventral das Darmblatt überall dicht an. An gewissen Stellen tritt gleichzeitig mit der Chordasonderung ventral von ihr der hypochordale Strang auf, dessen entodermaler Ursprung von Goette entdeckt wurde. Er wird nur von wenigen Zellen gebildet und ist nur als dünner, rundlicher, oben etwas abgeflachter Strang sichtbar, umgeben von einer äusserst feinen Cuticula (Fig. 8).

Solange die Chorda von mehr oder weniger viereckiger Gestalt ist, finden sich keinerlei Zwischenräume zwischen ihr und der Umgebung, sondern solche bilden sich erst allmählig aus bei ihrer Abrundung, und zwar zwei seitliche dorsale Zwischenräume zwischen Rückenmark, Chorda und Muskelsegmenten und zwei seitliche ventrale zwischen Chorda, Muskelsegmenten und Darmblatt. Diese Räume vergrössern sich durch Abrücken der anlagernden Teile etwas im Durchschnitt und zeigen eine dreieckige Gestalt, mit einer klaren Flüssigkeit angefüllt. Die Muskelsegmente differenzieren sich bald in einen sogenannten Kern, der zur Entwicklung der Muskelfasern bestimmt ist und in eine periphere zunächst ziemlich regelmässig angeordnete Lage von Zellen. Aus letzterer lösen sich einzelne Zellen los und gelangen dorthin, wo ihnen am meisten Raum geboten wird. Die aus dem Verbande der peripherischen Zellenlage der Muskelsegmente austretenden Zellen geben nun die Grundlage ab in erster Linie für das perichordale Gewebe, weiterhin auch für die Cutis und das

Bindegewebe der Muskelsepten etc. Man findet auf geeigneten Stadien einzelne Zellen in den genannten dreieckigen Räumen, andere finden sich stark abgeplattet seitlich von der Chorda und vom Rückenmark vor. Recht frühzeitig wird auch auf Kosten dieser einwandernden Zellen die Membrana reuniens superior angelegt. Ueberall dort, wo ihnen genügender Raum geboten wird, nehmen die mesenchymatischen Zellen die Gestalt von unregelmässigen, mehr oder weniger sternförmig verästelten Gebilden an. Ihre Fortsätze verbinden sich durch feine Linien aus Plasma mit einander, in deren Zwischenräumen eine klare Flüssigkeit liegt. In den einzelnen Zellen ist ein deutlicher Kern vorhanden. Wir haben hier und besonders schön in der genannten Membrana reuniens das typische Bild des gallertigen, embryonalen Bindegewebes vor uns. Solange nur wenige Zellen in dem Raume zwischen Rückenmark, Chorda und Muskelsegment vorhanden sind, zeigen sie noch die verästelte Gestalt, bei stärkerer Vermehrung werden sie aber zusammengedrückt. Letzteres ist besonders auch der Fall an den Elementen, die sich zwischen Rückenmark und Muskelsegment oder zwischen Chorda und Muskelsegment seitlich befinden; sie zeigen längliche, mehr spindelförmige Gestalt. In demselben Maasse, als sich die Organe vergrössern und gleichzeitig von einander abrücken, wird der freigewordene Raum sogleich von den sich vermehrenden und nachwandernden embryonalen Bildungszellen eingenommen (Fig. 8). Nachdem an den Seiten und unterhalb der Chorda die Zellen sich schon zahlreich nachweisen lassen, schieben sich auch nachher einzelne zwischen Chorda und Rückenmark ein und bilden hier zunächst eine einfache Lage. Ventral von der Chorda bzw. dem hypochordalen Strang tritt die Aorta auf, in deren Umkreise sich ebenfalls eine einfache Lage solcher Zellen wie zu einem Epithelium anordnet. Diejenigen Zellen des perichordalen Gewebes, welche die Chordaoberfläche zuerst erreichen, passen sich der wachsenden Chorda in der Weise an, dass sie sich dicht an die primäre Chordascheide anlegen. Ussow, der sich hauptsächlich auf Befunde an Cyclo-

stomen stützt, ist geneigt anzunehmen, dass das perichordale Gewebe durch Blutelemente, welche aus den Gefässen auswandern, vermehrt werde. Er bestätigt damit eine von Goette ausgesprochene Ansicht, welche dieser für das „interstitielle Bildungsgewebe d. h. für das Mesenchym allgemein zuerst angegeben hat.

Die Anlage der knorpeligen Bögen geschieht nun auf folgende Weise. Bei Embryonen von Coregonus Wartmanni — kurz nach dem Ausschlüpfen — bei solchen von Salmo salar und Salmo fario von 9—12 mm Länge und zwar zu einer Zeit, in der die secundäre Chordascheide bereits sichtbar ist, häufen sich die embryonalen Mesenchymzellen in den dreieckigen Räumen und zwar da, wo zwei Myomeren aneinander stossen, auf Längsschnitten zwischen zwei Segmentganglien in auffallender Weise an (Fig. 9). Dorsal von der Chorda sind es die Anlagen der oberen, ventral die der unteren Bögen. Die Zellen legen sich mit ihrem Protoplasma eng aneinander, so dass die Flüssigkeit zwischen ihnen verdrängt wird. Ihr Inhalt vergrössert sich anscheinend etwas und wird heller, die Kerne erscheinen grösser. Zwischen den Zellprotoplasten bildet sich ein Abscheidungsprodukt in Form einer feinen Linie, die allmählich an Deutlichkeit zunimmt (Fig. 11 u. 12). Die ersten Uebergänge von Bindegewebe zu Knorpelgewebe treten immer im Centrum der späteren Bogenbasis auf und nicht dicht an der Chorda, sondern um einige Zelllängen davon entfernt. Diese Knorpelzellen vermehren sich durch Teilung, jedoch auch im Anfange hauptsächlich dadurch, dass sich von aussen neue Zellen anlagern und unter Vergrösserung ihres Inhaltes anfangen eine chondrinhaltige Masse abzuscheiden. So wächst der Knorpel des oberen Bogens sowohl durch Zellteilung, als auch durch appositionelles Wachstum von seiten des umgebenden Gewebes in die Dicke, wie auch nach oben in die Länge an der Grenze zwischen zwei Muskelsegmenten entlang und erreicht so das obere Niveau des Rückenmarkes. Die unteren Bögen werden besonders im Vorderrumpf nur in Form von Basalstümpfen (Goette) angelegt, in deren Verlängerung später die Pleuralbögen entstehen.

Die Basalstümpfe erscheinen im Gegensatze zu den oberen Bögen mit mehr breiter Basis; die der Elastica dicht angelagerten Zellen erscheinen durch feine Linien getrennt. In der hinteren Körperhälfte umwächst der untere Bogen den Caudalkanal. Die erste Anlage und das Wachstum der oberen Bögen geht dem der unteren etwas voran. Grassi, der dieses ebenfalls angiebt, weist dabei auf die Cyclostomen hin, bei denen die unteren Bögen angeblich nur in einer Art auf den Schwanz beschränkt sind. Im allgemeinen entstehen die cranial gelegenen Bögen früher, als die terminalen, wenn man von Modificationen absieht, die im Schwanzende vorkommen.

Das Wachstum der Bögen durch Anlagerung benachbarter Elemente von aussen her dauert jedoch nur eine gewisse Zeit. Besonders gut kann man im Schwanzende an den hier nur einfach in der Medianebene angelegten unteren Bögen alle Uebergänge von Zellformen verfolgen, welche zwischen den unregelmässig gestalteten embryonalen Bildungszellen und den Knorpelzellen bestehen, zumal hier die Muskelsegmente fehlen. Später entsteht aussen eine deutliche Lage von länglichen, die Oberfläche des Knorpels bedeckenden Zellen, die Anlage des Perichondriums (Fig. 10). Von denjenigen Zellen, welche sich in der Umgebung des Rückenmarkes, also innerhalb des von den Bögen umgebenen Raumes sich befinden, schliesst sich ein Teil dem Rückenmark eng an und wird zur Anlage der Rückenmarkshäute. Das Perichondrium tritt in solch' enge Beziehung zum Knorpel der Bogen, dass es als zu denselben gehörig betrachtet werden muss. Bei Isolierungen bleibt es stets an den Bögen haften.

Wenn nun im Verlaufe der weiteren Entwicklung die Grundsubstanz des Knorpels successive zunimmt, erreichen wir die Bildung des echten hyalinen Knorpels. Die meisten Histologen scheiden beim Knorpel zwischen Knorpelkapsel und Grundsubstanz. Meine Untersuchungen über diese Frage ergaben Folgendes. Bei der Knorpelbildung wird die Bindegewebszelle bestehend aus

Protoplasma und Kern zum Knorpelprotoplasten. Die Protoplasten legen sich im Anfange dicht aneinander, berühren sich, und es ist von einer Zwischensubstanz nichts vorhanden. Alsbald erscheint als Abscheidungsprodukt der Zellen eine in concentrischen feinen Lamellen angeordnete chondrinhaltige Masse, die sich durch geeignete Färbungen für jede einzelne Zelle abgrenzt und die sogenannte Knorpelkapsel darstellen würde (Fig. 11. 12). Bei der weiteren Teilung der Knorpelzellen tritt in der Mitte zwischen je zweien in der Teilungsebene eine feine Linie auf, die dann zur secundären Knorpelkapsel wird, jedoch aus zwei Anteilen besteht für beide Tochterzellen. Die ursprüngliche primäre Knorpelkapsel wird ausgedehnt, zeigt sich bei gewissen Färbungen etwas heller und stellt die Grundsubstanz des Knorpelgewebes dar (Fig. 10). Auf diese Weise erklärt sich auch, dass im hyalinen Knorpel die Menge der Grundsubstanz beim weiteren Wachstume des Knorpels zunimmt, während die sogenannten Knorpelkapseln später ungefähr immer die gleiche Dicke aufweisen. Es würde also die Grundsubstanz einzig und allein aus den verschmolzenen Knorpelkapseln älteren Datums bestehen. Beide Gebilde zusammen würden die Intercellularsubstanz des Knorpels ausmachen (Goette). An Präparaten der knorpeligen Bögen, welche mit Boraxcarmin gefärbt und nachher mit 70 % Salzsäurealkohol intensiv ausgewaschen waren, fand ich die Kerne der Knorpelprotoplasten deutlich und schön gefärbt, die Intercellularsubstanz bildete aber überall eine gleichmässige, homogene, fast durchscheinende Masse, und war eine Grenze zwischen sog. Knorpelkapsel und Intercapsularsubstanz nicht sichtbar. Wenn man mit anderen Farbstoffen behandelt — mit Paracarmin oder Holzessigcarmin — findet man die Grundsubstanz etwas verschieden, ein wenig heller gefärbt als die Knorpelkapseln, d. h. diejenigen Teile, welche den Knorpelprotoplasten unmittelbar umschliessen. Dieses dürfte daher rühren, dass ältere Teile der Intercellularsubstanz eben verschieden sind von den jüngeren, und dieser Umstand kann kein Grund sein, beide für genetisch verschiedene Teile zu halten. Eine Isolierung

der Knorpelkapsel von der umgebenden Grundsubstanz tritt an keinem Präparat ein, wohl aber zieht sich fast regelmässig der Knorpelprotoplast von der Wandung der Kapsel etwas zurück, und es wird ein Teil der Knorpelhöhle frei (Fig. 10, 13, 14, 16).

Die oberen Bögen — bei Salmo an den ersten 27 Wirbeln — vereinigen sich am Vorderrumpf in der Mittellinie bekanntlich nicht, während im hinteren Körperabschnitt ein oberer Dornfortsatz sich findet. Zwischen oberen und unteren Bogen bleibt seitlich ein breiter Zwischenraum, der von Bindegewebszellen eingenommen wird, mit Ausnahme der vorderen Abschnitte des Vorderrumpfes, in welchen sich die unteren Bögen (Basalstümpfe), indem sie nach oben rücken, den oberen immer mehr nähern und dicht am Schädel zusammenstossen. Diese Thatsache, welche immerhin bei gewissen Formen noch mehr ausgeprägt sein mag, gab Scheel Veranlassung zu einer eignen Auffassung über das untere Bogensystem bei Rhodeus. Er leugnet zunächst das Vorkommen von knorpeligen unteren Bögen und behauptet, die mehr seitlich liegenden Parapophysen — die unteren Bogen der übrigen Autoren — entständen zusammen mit den Neurapophysen aus einer einheitlichen Knorpelanlage; nach ihm sind dann weiter die Caudalbögen der Teleostier ventral gelagerte Parapophysen. Nach den Ergebnissen aller übrigen Forscher über die Wirbelsäule bei den verschiedenen Tierklassen müssen wir jedoch annehmen, dass die beiderseitigen Bögen selbstständig und ohne gemeinsame Basis entstehen. Es ist daher richtiger in diesem Falle die Wirbelsäule, wie dies Ussow thut, von hinten nach vorn zu betrachten, als mit Scheel umgekehrt zu verfahren; denn die Bögen der mittleren und hinteren Körperteile zeigen den ursprünglichen Zustand, der im Vorderrumpfe in gewissem Sinne einer Veränderung unterliegt. Durch die Ausdehnung der Contenta der Leibeshöhle werden die anliegenden Muskeln seitwärts und nach oben verlagert. Da nun alle Skeletteile secundär an Muskeln angepasst sind, so ist wiederum die Verschiebung der Muskeln die Ursache für das Zusammenrücken der Bogenbasen. Bei Rochen

haben wir nach Goette durch die dorsoventrale Abplattung eine gleiche Wirkung.

Die Bindegewebszüge, welche unterhalb der Aorta von einem Bogen oder Bogenstumpf zum anderen ziehen, und welche Scheel für die eigentlichen unteren Bögen erklärt, sind aber nichts anderes, als die queren Bindegewebsbrücken, in denen die Haemalfortsätze Goette's entstehen. Dies lehren namentlich die Befunde an den Stören. Der zwischen beiden unteren Bögen eingeschlossene Caudalcanal dieser Fische wird durch ein queres, zwischen Schwanzaorta und Schwanzvene hindurchgehendes Band, in zwei Hälften geteilt, von denen der obere, der Aortencanal, sich durch den ganzen Rumpf fortsetzt. Innerhalb jenes Bandes wächst nun in den hinteren Schwanzabschnitten von jedem Bogen ein querer knorpeliger Fortsatz aus, ohne den gegenüberliegenden zu erreichen. Dies geschieht erst weiter vorn; und indem die Besalstümpfe des Rumpfes auseinanderrücken, ziehen sie auch die sie verbindenden Knorpelbrücken, den Boden des Aortencanales, immer weiter aus.

Zwischen Rückenmark und oberem Längsband kommen bei Teleostiern zwei Knorpelstücke vor, welche nach ihrer Entstehung durch Bindegewebe von den oberen Bögen getrennt bleiben, später sich aber durch Knochengewebe innig mit denselben verbinden. Die Ansichten über diese knorpeligen Stücke wurden schon erwähnt. Wenn man frontale Längsschnitte prüft, findet man die Angabe Goettes bestätigt, dass die bezeichneten knorpeligen Anlagen mit den zugehörigen Bögen nicht in einer Ebene liegen (Fig. 14). Sie lehnen sich nur mit ihrem hinteren Ende an die Innenseite derselben an und überragen dieselben nach vorn um ein gutes Stück. Diese Befunde widerlegen daher die Ansicht Scheel's, der die genannten Knorpelstücke für den „eigentlichen dorsalen Abschluss“ der oberen Bögen hält. Wenn eine Teilung des Bogens an dieser Stelle stattgefunden hätte, so müsste der Knorpel des oberen Bogens im unmittelbaren Zusammenhange mit dem jener Knorpelstücke angelegt werden, welches aber nicht zutrifft. Ussow hält die Zellenanhäufungen über den interverte-

bralen Verdickungen der faserigen Scheide bei Teleostiern für die embryonale Basis genannter Knorpelstücke, der Homologa der Intercalaria der Selachier, wie sie von Goette aufgefasst wurden.

Durch die Bogenbildung ist nun auch gleichzeitig der erste Anstoss zu einer Segmentierung der Wirbelsäule gegeben. Entsprechend den Stellen, an denen die Bogenbasen ihren Sitz haben, zeigt die Chorda deutliche Einschnürungen und an den dazwischen liegenden Abschnitten leichte gleichmässige Anschwellungen. Es fällt ein stärkeres Wachstum der Faserscheide an den letzteren Stellen in die Augen; ein verdickter intervertebraler Teil der Chordascheide grenzt sich von einem etwas dünneren vertebralen ab, der sich an der Bogenbasis gegen das Innere der Chorda verwölbt.

Der erste Anstoss zur späteren Ausbildung der Doppelkegelform eines Fischwirbels wird also in erster Linie durch die knorpelige Bogenbildung gegeben, und es verhält sich hierbei die Chorda mehr oder weniger passiv. Dieses geht schon daraus hervor, dass in der ersten Zeit die flachen Einsenkungen und Anschwellungen alternierend nicht im ganzen Umfange der Chorda vorhanden sind, sondern nur gerade an den Stellen, an denen die Bogenbasen aufsitzen. So findet man bei Längsschnitten, die nur die oberen Bögen getroffen haben, hier deutliche engere Stellen mit Erhebungen abwechseln, während man unten, wo die Chorda an das perichordale Bindegewebe angrenzt, die äussere Begrenzung der Chorda eine gerade Linie bildet. Umgekehrt findet man auf den folgenden Längsschnitten, die durch die unteren Bögen gehen, unten die gleichen Erscheinungen wie vorhin oben, während an den Stellen, wo über der Chorda das Rückenmark liegt, noch eine gerade Linie die äussere Grenze bildet. Später jedoch dehnen sich die Einsenkungen und Anschwellungen über die ganze Oberfläche der Chorda gleichmässig aus, was sich durch frontale und sagittale Längsschnitte nachweisen lässt.

Da nun aber die Chorda zur Zeit der Bogenbildung ebenfalls noch im Wachstum begriffen ist, so wird sie durch die auflagernden Bögen vertebral an ihrer Ausdehnung gehindert, während dies intervertebral nicht zutrifft. Zwischen dem Vacuolengerüst und den Bogenbasen bezw. der Chordascheide gleichsam eingeengt, erleidet die Rindenzellschicht einen Druck, und ihre Zellen weichen nach vorn und hinten, nämlich den Stellen geringeren Druckes, allmählich auseinander (Ussow). Daher finden wir auf späteren Stadien vertebral die Rindenzellschicht nur in ganz dünner Lage, während sie intervertebral besser ausgebildet bleibt; man kann hier an Längsschnitten oft sogar mehrere Lagen von Zellen und Kernen beobachten. Dass nun auch das Produkt der Rindenzellschicht, die Chordascheide, hierdurch im Dickenwachstum beeinflusst wird, leuchtet ein. Durch diese Unterschiede muss man sich in erster Linie die ringförmigen Anschwellungen der Faserscheide in den intervertebralen Abschnitten erklären und ihre Mächtigkeit gegenüber den vertebralen. Im weiteren Wachstum bildet sich auf der Höhe der Anschwellungen eine leichte dellenartige Einsenkung aus, die vom perichordalen Bindegewebe eingenommen wird. Hiermit bestätige ich die Angaben Ussow's und ebenso diejenigen von Klaatsch, welch' letzterer auch bei Haien obige Unterschiede in der Ausbildung der Rindenzellschicht fand.

Auf die Pleuralbögen, welche für die eigentliche Wirbelbildung nicht in Betracht kommen, sondern nur Anhänge der Wirbel darstellen, kann ich hier hinweggehen, zumal durch neuere Untersuchungen Göppert's über die Fischrippen im Wesentlichen die älteren Angaben Goette's über diese Frage bestätigt wurden.

Was die einfachen unteren Bögen im Schwanzteil der Salmoniden anbetrifft, so giebt Lotz an, dass sich an den letzten fünf Wirbeln die unteren Bögen in einer gewissen Reihenfolge schon früher anlegen, als an den davor gelegenen Wirbeln überhaupt solche zur Anlage gekommen sind. Es tritt gleichsam in dem sonst gleichmässigen Fortschreiten der Entwicklung vom Kopf zum Schwanz im hinteren Ende eine Abänderung ein. Dies

dürfte mit der frühzeitig eintretenden Funktion des Schwanzendes im Zusammenhang stehen.

Zu erwähnen ist noch, dass, sobald die oberen und unteren Bögen vollkommen ausgebildet sind, ihr Knorpel unmittelbar an die Elastica (primäre Chordascheide) angrenzt (Fig. 10. 13. 16). An den ersten 27 Wirbeln jedoch zeigt das Knorpelgewebe, das in der Basis der oberen Bögen dicht an der Elastica liegt nur ganz geringe Mengen von hyaliner Grundsubstanz, so dass es auf etwas niederer Stufe stehen bleibt; auch stellen sich oberhalb dieses modificierten Knorpels die Zellen etwas senkrecht zur Länge des Bogens. Es wird hierdurch eine später noch zu erwähnende Abgliederung der oberen Bögen und Ausbildung einer bindegewebigen Verbindung mit dem Wirbelkörper angedeutet.

Bei der Weiterentwicklung finden sich die Basen der Bögen nicht mehr in der Mitte des zukünftigen Wirbelkörpers aufsitzend, sondern mehr in der vorderen Hälfte. Das hintere Stück des Bogens schweift sich etwas nach hinten aus, was besonders bei den Bögen des Vorderrumpfes hervortritt.

Ueber den schon genannten hypochordalen Strang will ich hier nur erwähnen, dass er mit der Wirbelbildung in keiner besonderen Beziehung steht. Durch neuere Untersuchungen von Franz wurde festgestellt, dass seine Elemente bald einer Atrophie anheimfallen und nicht zum Aufbau des unteren Längsbandes verwendet werden, entgegen der Ansicht von Klaatsch, welcher wenigstens ein teilweises Eingehen von Zellen der Hypochorda in das genannte Längsband für Rana behauptet.

Die Entwicklung des knöchernen Wirbels.

Die ersten Verknöcherungen im Bereiche der Wirbelsäule treten bei der Gattung Salmo auf bei Fischen von 25—27 mm Länge. Das erste Knochengewebe zeigt sich nun nicht etwa auf der Oberfläche der die Chorda begrenzenden Elastica oder an der Basis der Bögen, sondern an den peripheren Teilen der letzteren. Es erscheint eine dünne zellenlose Knochenlamelle dem hyalinen Knorpel direkt aufgelagert, welche von dem Perichondrium, das hierdurch zum Periost wird, auf seine Unterlage abgesetzt wird. Diese Knochenlamelle setzt sich, namentlich in den hinteren Körperabschnitten über die Spitzen der knorpeligen Bögen hinaus fort; sie entsteht also dort ohne knorpelige Unterlage in der Bindesubstanz. In der hinteren Körpergegend zieht diese Knochenhülse der Bögen ununterbrochen bis zur Chorda hin (Fig. 16); an den 25—30 vorderen Wirbeln ist sie aber dicht über der Chorda unterbrochen, so dass die knorpelige Bogenbasis in einen besonderen kurzen Knochencylinder steckt (Fig. 13). Die darüber befindliche knochenfreie Zone wird später zum Halbgelenk, in dem der eigentliche Bogen beweglich bleibt.

Die eben beschriebene Knochenschicht ist übrigens nicht an der ganzen Oberfläche des Bogens gleich dick. An der dem Rückenmark oder der Aorta zugekehrten Seite der oberen und unteren Bögen ist der Knochen an einzelnen Stellen merklich dünner, als im übrigen Umfang, was für den späteren Verknöcherungsprocess des Bogens von Bedeutung ist. An den Aussenseiten der Bögen, wo der Knochen an die Muskelsepten grenzt, bilden sich dagegen gleich anfangs kleine Knochenvorsprünge aus, die in die Septen vorragen.

Auf die periostale Verknöcherung der Wirbelbögen folgt alsbald die Entstehung ähnlicher Knochenhülsen um die vertebralen Chordaabschnitte, so zwar, dass die intervertebralen Abschnitte der Perichordalschicht, die zukünftigen Zwischenwirbelbänder, stets unverknöchert und die knöchernen primären Wirbelkörper stets getrennt bleiben (Fig. 15).

Auch diese vertebralen Knochenhülsen entstehen zuerst ganz ausserhalb der sie absondernden dichten Perichordalschicht zwischen ihr und der Chordascheide; in Ermangelung einer solchen Osteoblastenschicht zwischen den der Chorda unmittelbar aufsitzenden Wirbelbögen und der Elastica unterbleibt dort anfangs die Absonderung von Knochensubstanz, so dass die eben neugebildete Knochenhülse des primären Wirbelkörpers an den Stellen, wo die Bogenbasen aufsitzen, unterbrochen ist und nur mit der periostalen Knochenlamelle der Bögen zusammenhängt (Fig. 13, 16). Sie entsteht auch nicht ganz continuierlich in der ganzen Länge des Wirbelkörpers, sondern zeigt sich zuerst in je einem dickeren Knochenring am vorderen und hinteren Rande des Wirbelkörpers, um von dort aus gegen seine Mitte sich auffallend zu verdünnen, um, wie man an gut gefärbten Durchschnitten sieht, endlich ganz zu verschwinden (Fig. 15). Die knöcherne Anlage des ganzen Wirbelkörpers zerfällt also in zwei hintereinaneer liegende Hälften, die fernerhin alsbald zusammenfliessen. Die Wirbelbögen sitzen fast ganz der vorderen Wirbelkörperhälfte auf, so dass die hintere Hälfte, wenigstens im ersten Anfang, einen vollkommenen selbstständigen Wirbelkörperring bildet. Dieser ursprüngliche Zustand des embryonalen Teleostierwirbels ist von einer gewissen Bedeutung. Indem schon nach der beschriebenen Entwicklung der knorpeligen Bögen und der Knochenhülse des primären Wirbelkörpers nicht davon die Rede sein kann, dass der letztere aus einer Fortsetzung der Bogenbasen hervorgehe, wie eine ältere Auffassung lautete, so ist nach dem obigen Ergebnisse auch nicht die Vorstellung zulässig, dass der ganze Wirbelkörper als eine einheitliche Bildung durch die ihm aufsitzenden Bögen veranlasst sei. Vielmehr wird man not-

wendig in der doppelten Anlage einen letzten Rest der doppelten Wirbelanlage erblicken müssen, wie sie bereits für die meisten Wirbeltierklassen mehr oder weniger kenntlich nachgewiesen ist (vergl. namentlich die Arbeiten von L. Schmidt und Goette).

Die Thätigkeit der als Osteoblasten fungierenden Bindesubstanzzellen erfolgt anfangs zweifellos einseitig, so dass die Knochenlamelle als reines Sekretionsprodukt zellenlos ist. Sobald aber der Knochen eine gewisse Dicke erreicht hat, gehen bestimmt die Osteoblasten in die Knochensubstanz selbst ein (Fig. 19 u. a). An geeigneten Schnitten sieht man oft einzelne Osteoblasten aus ihren Vertiefungen oder ihren Lagern herausgehoben; sie waren gleichsam schon zur Hälfte in die Knochensubstanz eingebettet. Die Oberfläche des Knochens sieht dann wie angefressen aus. Nicht bei allen Färbungen treten die eingeschlossenen Knochenzellen deutlich hervor. Die besten Dienste leistete in dieser Hinsicht eine Schnittfärbung mit Holzessigcarmin. Hierbei bemerkt man meistens um die längliche Knochenzelle ohne Fortsätze einen kleinen Hohlraum, durch Schrumpfung des Protoplasten herbeigeführt. Neben Zellen gehen in den Knochen noch zahlreiche Bindegewebsfasern ein, welche sich in Form feiner und feinster Fasern von unregelmässigem Verlaufe darstellen.

Am knöchernen Wirbelkörper selbst, besonders im mittleren Teile desselben treten später Längsleisten in grösserer Anzahl auf, die mit ziemlich unregelmässiger Oberfläche und in verschiedener Länge radienartig nach allen Seiten ausstrahlen und immer mehr auswachsen. Die Oberfläche ist meist mit einer dichten epithelartigen Lage von Osteoblasten besetzt.

Nach den beiden Enden der Wirbelkörper, also gegen die verdickten Ränder der künftigen Wirbelfacetten, verstreichen diese Leisten. Bald verbinden sich die radienartig ausstrahlenden Leisten wieder durch Querleisten, und die dazwischen liegenden Räume werden zu Markräumen, die sich aussen mehr oder weniger abschliessen. Auf diese Weise erfolgt die Verdickung der Knochenmasse des Wirbelkörpers, während seine gleich anfangs solide

verdickten Ränder mit beständiger Erweiterung in der Längsrichtung des Körpers weiterwachsen und so die Facettenbildung herbeiführen.

Durch die Verdickung der Knochensubstanz des primären Wirbelkörpers werden die Bogenbasen immer mehr in ihn hineingezogen, so dass der fertige Wirbelkörper nicht mehr bloss aus der perichordalen Knochenmasse besteht, sondern ansehnliche Teile der ursprünglichen Bögen umschliesst (secundärer Wirbelkörper nach Goette) (Fig. 20).

An den oberen Bögen der Salmoniden tritt bei den Wirbeln der vorderen Körperhälfte eine ansehnliche Verbreiterung nach vorn zu durch Knochengewebe auf, welches die erwähnten Knorpelstücke (Intercalariareste) vollkommen einschliesst und sich nach der Bogenbasis fortsetzt. Hier haben wir schon den Anfang von Bildungen, wie sie uns bei Echineis, Anguilla etc. in Form von Knochendächern entgegentreten.

Hiermit ist der äussere Aufbau des ganzen Wirbels erreicht, den er zeitlebens beibehält, und es bleibt nur noch die innere Umbildung seiner knorpeligen Bogenanlagen zu erläutern übrig.

An den schon erwähnten Stellen der Bögen an der inneren Seite, an welchen nur eine sehr dünne Knochenlamelle zur Ablagerung kommt, verschwindet diese wieder durch Auflösung von seiten der anliegenden Zellen, wodurch ein Teil der Oberfläche des eingeschlossenen Knorpelgewebes freigelegt wird (Fig. 13. 16). Nun beginnt durch eben diese Zellen die Auflösung des Knorpels, ohne dass eine vorhergegangene Verkalkung voraufgegangen wäre, wie dies fast ausnahmlos bei höheren Vertebraten der Fall ist. Wenn auch der Untersuchung älterer Stadien — Salmo fario von 8—10 cm Länge — eine Entkalkung der Wirbelsäule vorangehen musste, so habe ich an jüngeren Exemplaren, welche genanntem Processe nicht unterlagen, Beweise für eine Knorpelverkalkung nicht auffinden können; im Gegenteil auch an den Knorpelteilen erstgenannter Stadien war die hyaline Grundsubstanz immer gut erhalten. Man sieht Bindesub-

stanzzellen in der durch Auflösung sich vergrössernden Höhle und der unebenen Oberfläche des Knorpels dicht angelagert, in der Höhlung selbst aber auch oft zahlreiche in Zerfall begriffene Knorpelzellen. Sobald die eingewanderten Bindegewebszellen die gegenüberliegende Wand der Knochenscheide erreicht haben, beginnt auch die Ablagerung von neuer Knochensubstanz auf diejenige älteren Datums (Fig. 13. 16. 17.). Es schreitet die Auflösung des Knorpels immer mehr vor, bis sie die unterste Knorpelschicht des Bogens erreicht hat und nun die Osteoblasten an die Elastica der Chorda gelangt sind. Indem auch hier jetzt die Knochensubstanz abgesetzt wird, ist damit die Chorda innerhalb des Wirbels endgültig vollständig von Knochengewebe eingeschlossen (Fig. 20). Es entsteht nun bei der Forelle nicht an der Stelle des Knorpels ein ihm an Volumen gleich grosses Knochenstück, sondern in dem entstandenen Raume entwickeln sich einzelne unregelmässige Knochenbalken mit dazwischen liegenden Markräumen. Der soeben beschriebene Vorgang zeigt sich in dieser Weise besonders an den Wirbeln der hinteren Körperhälfte und verläuft an oberen und unteren Bögen in gleicher Weise. Häufig werden bei diesem Vorgange Häufchen von Knorpelzellen gleichsam abgesprengt und vollkommen vom Knochengewebe umgeben (Fig. 18). Die einzelnen, eingeschlossenen Knorpelzellen erkennt man meistens an ihrer Grösse und ihrer rundlichen Form. Ich nehme an, dass die von Stephan und auch von Grassi innerhalb des Wirbelkörpers aufgefundenen Knorpelzellen diesen Ursprung haben, wenn es auch nach Goette vorkommt, dass sich secundär das zwischen den Leisten befindliche Bindegewebe zu Knorpelgewebe modificiert (Monacanthus penicilligerus).

Der Process der Knorpelauflösung und der Ersatz durch Knochengewebe geht also an der Wirbelsäule in derselben Weise vor sich, wie ihn H. Müller am Schädel der Teleostier beschrieben hat. Bruch spricht die Vermutung aus, dass die frei gewordenen Knorpelzellen durch indifferente Zwischenstufen, ohne dem Untergange anheimzufallen, wiederum zu Osteoblasten und schliesslich

zu Knochenzellen werden könnten. Sichere Anhaltspunkte für diese Thatsache habe ich nicht finden können.

Wie wir sehen, ist also hier der Process der primären und der secundären Knochenbildung im Allgemeinen derselbe, nur dass im ersteren Falle vorher für den zu bildenden Knochen durch eine Auflösung des Knorpels Raum geschaffen wird. An den intervertebralen Teilen wird das Bindegewebe zum Ligamentum intervertebrale externum. Die den Enden der knöchernen Wirbelfacetten anliegenden Bindegewebsschichten tragen hauptsächlich zum Längenwachstum des Doppelkegels bei. An diesen Stellen dringen auch zahlreiche Bindegewebsfasern in den Knochen ein.

Wenn man Längsschnitte durch mehrere Wirbelkörper betrachtet, so bemerkt man bei Salmo salar und S. fario auch im Anfange keine Abscheidung von Knochengewebe über den intervertebralen Verdickungen der faserigen Scheide (Fig. 15). Es ist dies besonders hervorzuheben, weil Ussow von Gasterosteus angiebt und auch zeichnet, dass die Abscheidung von Knochensubstanz an oben erwähnter Stelle ohne Unterbrechung im Beginn der Wirbelkörperanlage stattfinde, und erst durch Schwund dieser Knochenlamelle die Gliederung in metamer angeordnete Wirbelkörper erfolge. Ich habe solche Verbindungen nirgends gefunden, auch nicht im Schwanzabschnitte, wo solche Modificationen am ehesten vorkommen dürften.

Die letzten Veränderungen der Chorda dürften hauptsächlich darin bestehen, dass vertebral deutliche Atrophieerscheinungen zum Ausdruck kommen. Es bilden sich hier durch Zerreissung und Schrumpfung der Vacuolen, die von Goette für Esox lucius gezeichneten und beschriebenen Hohlräume, durch welche der geschrumpfte Vacuolenstrang mitten hindurch zieht. Reste der ebenfalls atrophierten Rindenzellschicht und der Scheiden bleiben an der Innenseite der Wirbelkörper haften. In der Intervertebralregion bildet sich ein Septum der Chorda aus. Die Scheidewände des Vacuolenfachwerkes sind stark verdickt und zeigen einen lamellösen Bau. Die Rindenzellschicht der

Intervertebralregion erhält sich am längsten im Gegensatz zu derjenigen der vertebralen Region und giebt wahrscheinlich die Grundlage und die Matrix ab für die von v. Ebner an ausgebildeten Teleostierwirbeln aufgefundenen „epidermoidalen" Zellen, wie dieser Forscher gewisse Stachel- und Riffzellen der Chorda ausgewachsener Teleostier nennt.

Zum Schlusse gestatte ich mir noch kurz auf die Chordascheiden und ihre Homologien einiger niederer Vertebraten einzugehen.

Nach neueren Untersuchungen (Joseph, v. Ebner, Klaatsch) besitzt Amphioxus nur eine Chordascheide, welche von der Chorda selbst produciert wird, und es wird diese beispielsweise von Klaatsch mit der primären Chordascheide der Fische verglichen. Eine secundäre Chordascheide wird bei Amphioxus aus Mangel einer eigentlichen Rindenzellschicht nicht ausgebildet.

In Uebereinstimmung mit den meisten Autoren finde ich an Schnitten von Ammocoetes die Entstehung der beiden Chordascheiden auf ganz gleiche Weise wie bei Teleostiern, wenn auch die Dicke und Gleichmässigkeit der die secundäre Chordascheide producierenden Rindenzellschicht in gewissen Punkten etwas abweicht (Fig. 4. 5. sind Stadien vor der Ausbildung der secundären Chordascheide). Wie von mehreren Forschern nachgewiesen wurde, bestehen bei Ganoiden dieselben zellenlosen Scheiden, wie bei Teleostiern.

Anders verhält es sich mit den Chordascheiden der Selachier, denen sich nach Klaatsch, Hasse etc. die Dipnoër anschliessen.

Bei Torpedo fand ich auf Stadien, welche bereits eine Vacuolisierung zeigten, noch keine Rindenzellschicht, und demgemäss war auch die secundäre Chordascheide — Faserscheide — noch nicht vorhanden; wohl aber fand ich als äussere Begrenzung der

Chorda jene feine Cuticula, die bei den anderen niederen Vertebraten die primäre Chordascheide darstellt. Das Protoplasma und die Kerne der ursprünglichen Zellen liegen nach Beginn der Vacuolisierung mehr nach der Mitte des Vacuolenstranges zu, wie dies Gadow und Klaatsch angeben, und wandern erst später zur Bildung einer Rindenzellschicht nach der Peripherie.

Die Untersuchung von Mustelus vulgaris von 23—24 mm Länge ergab nun in den hinteren Körperabschnitten folgenden Befund. Neben dem vorhandenen vacuolisierten Teil der Chorda war zuerst eine protoplasmatische Rindenschicht ohne deutliche sichtbare Zellgrenzen vorhanden. Auf diese folgte nach aussen eine zunächst noch sehr dünne, vollkommen zellenlose Scheide von demselben Aussehen wie bei den übrigen niederen Vertebraten, die wiederum von aussen von einer sehr feinen, stark lichtbrechenden elastischen Membran umgrenzt wurde. Wir haben also hier unzweifelhaft einen Zustand der Chordaentwicklung vor uns, wie er in entsprechenden Stadien auch bei Cyclostomen, Ganoiden und Teleostiern vorkommt. Kurze Zeit hierauf, nämlich bei Mustelusembryonen von 25—27 mm Länge beginnt nun und zwar in der vorderen Körperhälfte zuerst die Einwanderung von Zellen des perichordalen Gewebes durch die primäre Chordascheide hindurch in die secundäre, bis dahin zellenlose Chordascheide, wie dieser Vorgang bereits von A. Schneider, Claus, Klaatsch, Gadow, v. Ebner festgestellt worden ist. Die der Elastica externa dicht anliegenden Zellen des perichordalen Gewebes in der Gegend der späteren Bogenbasen strecken amoebenartig Fortsätze aus und wandern, indem sie den übrigen Teil nachziehen durch die genannte Elastica hindurch in die secundäre Chordascheide (Fig. 6. 7). Sobald die Zellen die Elastica überschritten haben, nehmen sie auf Querschnitten eine längliche, spindelförmige Gestalt an, und bei der Vermehrung zeigen sie eine ringsum zur Chorda concentrische Anordnung. Auf Längsschnitten sieht man die Zellen, da sie mehr in der Querrichtung ihres Verlaufes getroffen werden, als rundliche, mehr punktförmige Gebilde in der Faserscheide liegen, während ein kleinerer innerer Teil der

genannten Scheide frei davon ist, offenbar die letzten von der Rindenzellschicht abgeschiedenen Schichten derselben (Fig. 7). Die ersten Einwanderungen beginnen bei Mustelusembryonen zu einer Zeit, in der eigentlicher Knorpel in der Umgebung der Chorda noch nicht ausgebildet ist, wie dies Hasse im Gegensatz zu Klaatsch feststellte. Ob die weitere Einwanderung auch von dem Knorpel der Bogenbasen erfolgt, dürfte aber kein so wichtiger Unterschied sein, da die ganze Anlage des Wirbelkörpers jedenfalls zunächst vom perichordalen embryonalen Bindegewebe ausgeht, ehe echter Knorpel vorhanden ist. Deshalb ist es auch für den Vergleich der Selachier und Dipnöer mit Ganoiden und Teleostiern von geringerem Gewichte, dass das perichordale Gewebe im ersteren Falle in die cuticulare Chordascheide eindringt, im anderen Falle ausserhalb derselben bleibt. Denn durch jene Einwanderung in einen nichtzelligen Teil wird das genannte Gewebe noch nicht zu einer chordalen Bildung; der primäre Wirbelkörper der Selachier ist also so wenig chordalen Ursprunges, als er sich von den Bögen ableiten lässt.

Strassburg, im Februar 1902.



Litteratur-Verzeichnis.

1. Bergfeldt, A. Chordascheiden und Hypochorda von Alytes obstetricans. Anat. Hefte (Merkel u. Bonnet) I. Abth., Heft 31, 1896.
2. Bruch. Osteologie des Rheinlachses. Mainz, 1861.
3. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Knochensystems. Neue Denkschriften d. allg. schweiz. Gesellschaft f. die gesammte Naturwissenschaften, Bd. I.
4. — Vergleichende osteologische Mitteilungen. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XI. 1862.
5. Cartier, O. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XXV, Suppl. 1875.
6. Claus, C. Ueber die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äusseren Elastica. Kaiserl. Academie d. Wissenschaften, Jahrgang 1894, Nr. XII, Sitzung d. mathem. naturwiss. Klasse vom 4. Mai 1894.
7. Ebner, V. v. Ueber die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitzungsberichte der Kaiserl. Acad. der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturwiss. Classe, Bd. 105, 1896.
8. — Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LXII.
9. — Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der Kaiserl. Acad. d. Wissenschaften. Mathem. naturwiss. Classe, Abth. III, Bd. XCVII.
10. — Ueber die Chordascheiden der Fische. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Berlin auf der 10. Versammlung, 1896.
11. — Ueber den feineren Bau der Chorda der Cyclostomen. Sitzungsb. der Kaiserl. Academie der Wissenschaften in Wien. Mathem. naturwiss. Classe, Bd. CIV. 1895, p. 7--16.
12. — Ueber den feineren Bau der Chorda von Myxine nebst weiteren Bemerkungen über Ammocoetes, dto. p. 124—139; über Acipenser, p. 149—157; über Amphiox. lanc., p. 199—228.
13. Field, H. Bemerkungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien nebst Schilderung eines abnormen Wirbelsegmentes. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXII, 1895.

14. Franz. Ueber die Entwicklung der Hypochorda und des Lig. long. ventrale bei Teleostiern. Morphol, Jahrbuch. Bd. XXV, 1898.
15. Gadow, H. and Miss Abott. On the evolution of the vertebrale column. of fisses. Philos. Transact. of the Royal, Soc. of London, V. CLXXXVI, 1895.
16. Gaupp, E. Die Entwicklung der Wirbelsäule. Zool. Centralblatt, Nr. 10 (1896), 16, 25, 26 (1897).
17. Gegenbaur, C. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Amphibien und Reptilien. 1862.
18. — Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus nebst vergl. anat. Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift, Bd. III., 1867.
19. — Ueber primäre und secundäre Knochenbildung. Jenaische Zeitschrift, Bd. III, 1867.
20. — Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1870.
21. — Untersuchungen zur Anat. der Wirbeltiere, III. Das Kopfskelet der Selachier. 1872.
22. — Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1898.
23. Goeppert, E. Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morph. Jahrbuch, Bd. XXIII, 1895.
24. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
25. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletssystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Die Cyclostomen; die Ganoiden; Plagiostomen und Chimaera. Archiv für microsc. Anatomie, Bd. XV, 1878.
26. — Die Teleostier und die Rippen der Urodelen. Archiv f. microsc. Anatomie, Bd. XVI, 1879.
27. — Die Entwicklung der Wirbelsaite der Teleostier und Amphibien. Archiv für microsc. Anatomie, Bd. XV, 1878.
28. — Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. LXII, 1896.
29. Grassi, B. Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Roma, 1883.
30. — Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier (Auszug). Morph. Jahrbuch, Bd. VIII, 1883.
31. Hasse und Schwark. Studien zur vergleich. Anatomie der Wirbelsäule. In Hasse: Anatomische Studien, 1872.
32. Hasse und Born. Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anzeiger, II, Jahrgang, Nr. 21, 1879.
33. Hasse, C. Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879--82.
34. — Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeit-

schrift für wiss. Zoologie, Bd. 53, Suppl. 1872; die ungeschwänzten Amphibien, Bd. 55 (1892); Elasmobranchier, Bd. 55; Dipnoi, Bd. 55; Ganoiden, Bd. 57; Cyclostomen, Bd. 57, 1893.

35. Hatschek, B. Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandl. der anatom. Gesellschaft auf der 3. Versammlung. Ergänzungsheft zu anatom. Anzeig. IV, Jena 1889.

36. Joseph, H. Ueber das Achsenskelet des Amphioxus. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. LIX, 1895.

37. Kapelkin, W. Zur Frage über die Entwicklung des axialen Skelets der Amphibien. Bulletin de la société imperiale des Naturalistes de Moscou, 1900.

38. Klaatsch, H. Ueber den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morphol, Jahrbuch, Bd. XIX, 1893.

39. — Ueber die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Morphol. Jahrbuch, Bd. XX, 1893.

40. — Zur Phylogenese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordastruktur. Morph. Jahrb., Bd. XXII, 1895.

41. — Ueber die Chorda und Chordascheiden der Amphibien. In: Verhandlungen der anat. Gesellschaft, XI. Versammlung, Genf, 1897. Ergänzungsheft zum XIII. Bd. des anat. Anzeigers, 1897.

42. — Zur Frage nach der morphol. Bedeutung der Hypochorda. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXV, 1898.

43. — Ueber die Herkunft der Scleroblasten. Morphol. Jahrbuch, Bd. XXI, 1894.

44. — Zur Kenntnis der Beteiligung des Ectoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. Anat. Anzeiger, Bd. IX, Jena, 1894.

45. Kölliker, A. Ueber verschiedene Typen in der microscopischen Struktur des Skelets der Knochenfische. Verhandl. d. physic. med. Gesellschaft in Würzburg am 18. Dez. 1858.

46. — Ueber die Beziehungen der Chorda dorsalis etc. Verhandl. der phys. med. Gesellsch. in Würzburg, Bd. X, 1860.

47. — Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Leipzig, 1860.

48. — Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhdlg. der Senkenberg'schen naturforsch. Gesellschaft, Bd. V, 1864—65.

49. — Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen der Scheide der Chorda dorsalis. Verhandl. der phys. med. Gesellschaft, Neue Folge, Bd. III, 1872.

50. — Handbuch der Gewebelehre, 1889.

51. — Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere.

52. Leydig, Fr. Lehrbuch der Histologie.

53. Leydig, Fr. Beiträge zur microscop. Anat. und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig, 1852.
54. Lotz, Th. Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XIV, 1864.
55. Lwoff, W. Vergleichende anatomische Studien über die Chorda und Chordascheiden. Bulletin de la société imperiale des Naturalistes de Moscou, Nr. 2, 1887.
56. Mettenheimer. Anat. histolog. Untersuchungen über Tetragonurus. Abhandl. d. Senkenberg'schen Gesellschaft, I, 1854.
57. Mihalkowicz, v. Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv für microsc. Anatomie, Bd. XI, 1875.
58. Müller, Aug. Beobachtungen zur vergleichenden Anat. der Wirbeltiere. Archiv für Anat. und Physiol., 1853.
59. Müller, Joh. Vergl. Anat. der Myxinoiden, Bd. 5, Berlin, 1835—45.
60. Rabl. Theorie des Mesoderm's. II. Morphol. Jahrbuch, Bd. XIX.
61. — Ueber die Herkunft des Skelets. Anat. Anzeig., Bd. IX, 1894.
62. Retzius, G. Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anat. und Physiol., 1881.
63. Rolph. Untersuchungen üb. Amphioxus. Morphol. Jahrb., Bd. II. 1876.
64. Scheel, C. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrbuch, Bd. XX, 1893.
65. Schmidt-Monnard. Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. XXXIX, 1893.
66. Schmidt, L. Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von Amia calva. Inaugural-Dissertation, 1892.
67. Stephan. Sur les cellules propres de la substance osteoïde des poissons téléostéens. Comptes rendus Soc. Biol., Paris, T. V, 1898.
68. — Recherches histologiques sur la structure des corps vertebraux des poissons téléostéens. Arch. anat. mirosc., Paris, T. II, 1898.
69. Stöhr. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier. Festschrift d. medic. Facultät Würzburg, Leipzig, 1882.
70. Ussow, S. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. Bulletin de la société imperiale des Naturalistes de Moscou, Nr. 1 und 2, 1900.
71. Vogt. Embryologie des Salmones aus: Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par L. Agassiz, 1842.
72. Wiedersheim. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1898.
73. Ziegler. Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Dissert. Freiburg, 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

ao Aorta.
b Bindegewebe.
ch Chorda.
chr Chordareste (Reste des Vacuolenstranges)
e Elastica (primäre Chordascheide).
fs Faserscheide (secundäre Chordascheide)
gs Grundsubstanz d. Knorpels.
i Intercalariareste.
k Kern.
iv intervertebrale Verdickung der Faserscheide.
kl Knorpel.
kn Knochen.
kz Knochenzellen.
m Muskelsegment.
mr Markräume.
o Osteoblasten
ob oberer Bogen.
ol oberes Längsband.
p Perichondrium.
pr protoplasmatische Rindenschicht der Chorda.
ps Perichordalschicht.
r Rückenmark.
rz Rindenzellschicht (Chordaepithel).
v Vacuolen.

Tafel I. und II.

Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines Embryo von Coregonus Wartmanni. 7 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 1100 ×

„ 2. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines 6 mm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 430 ×

„ 3. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines Embryo von Coregonus W. 9 Tage nach der Befruchtung. Vergr. 1100 ×

„ 4. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines sehr jungen Ammocoetes. Vergr. 1100 ×

„ 5. Sagittaler Längsschnitt durch die Chorda eines etwas älteren Ammocoetes, wie vorhin. Vergr. 1100 ×

„ 6. Teil eines Querschnittes durch die Chorda eines 2,5 cm langen Embryo von Mustelus vulg. Vorderrumpf. Vergr. 1100 ×

Fig. 7. Teil eines frontalen Längsschnittes durch die Chorda eines 2,7 cm langen Embryo von Mustelus vulg. Vorderrumpf. Vergr. 1100 ×

„ 8. Querschnitt durch einen Embryo von Coregonus W. 9 Tage nach der Befruchtung. Vorderrumpf. Vergr. 430 ×

„ 9. Querschnitt durch die Chorda eines 9 mm langen Embryo von Salmo salar. Vordere Körperhälfte. Vergr. 430 ×

„ 10. Querschnitt durch einen Teil der Chorda und die Basis des oberen Bogens eines 1,7 cm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 430 ×

„ 11. Querschnitt durch einen Teil der Chorda und die Anlage des oberen Bogens eines 11,5 mm langen Embryo von Coregonus W. Vergr. 430 ×

„ 12. Querschnitt durch einen Teil der Chorda und die Anlage des oberen Bogens desselben Embryo etwas weiter nach vorn. Vergr. 430 ×

„ 13. Querschnitt durch die Basis des oberen Bogens eines 3,3 cm langen Embryo von Salmo salar. Vorderrumpf. Vergr. 160 ×

„ 14. Frontaler Längsschnitt durch das obere Längsband, die oberen Bögen und die Intercalariareste eines 3 cm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 160 ×

„ 15. Teil eines sagittalen Längsschnittes durch einen Wirbel eines 3 cm langen Embryo von Salmo salar, ohne die Bogen zu treffen. Hintere Körperhälfte. Vergr. 430 ×

„ 16. Querschnitt durch die Basis des oberen Bogen eines Wirbels von Salmo fario von 8 cm Länge. Schwanzregion. Vergr. 160 ×

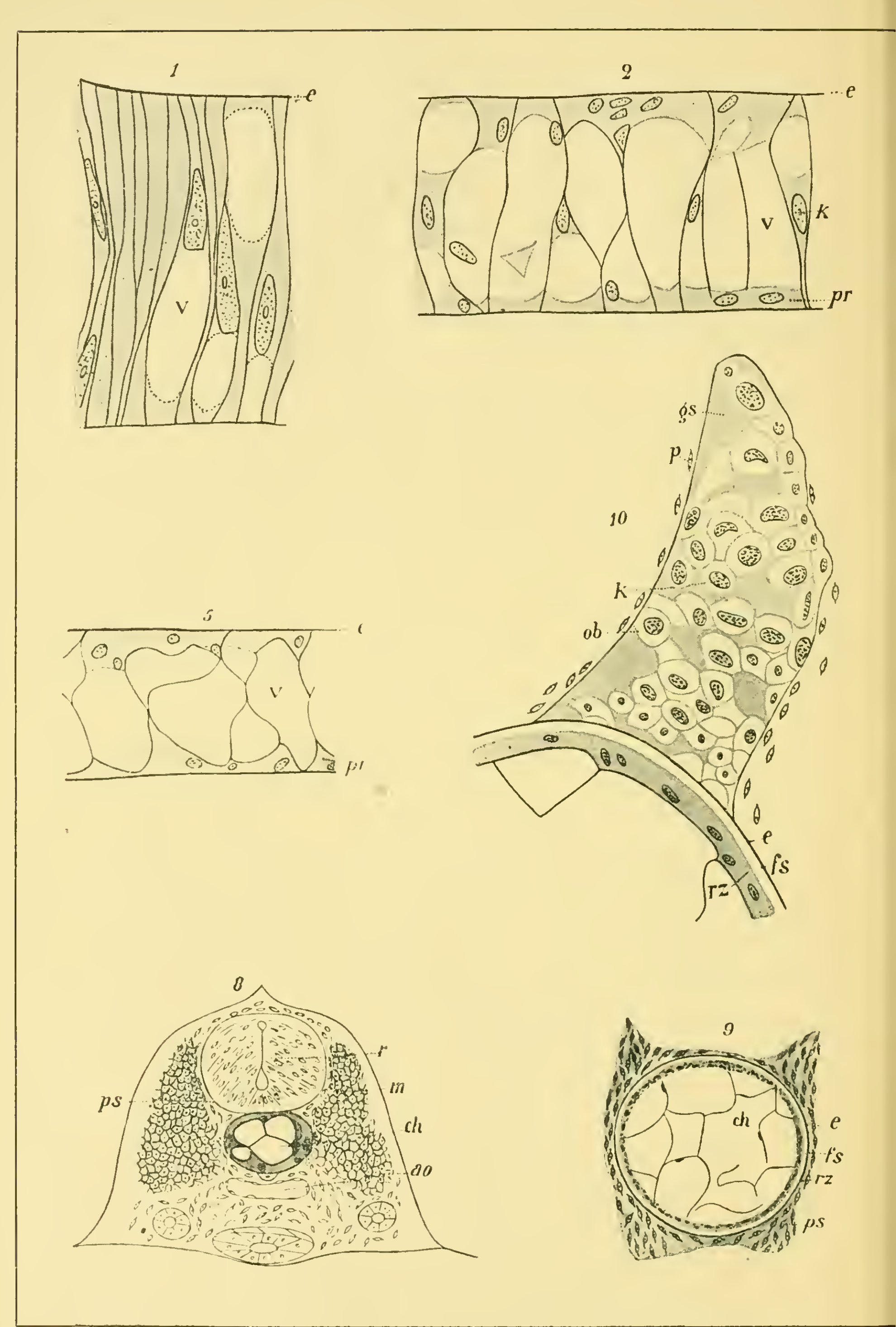
„ 17. Querschnitt (schräge) durch einen oberen Bogen eines 5,2 cm langen Embryo von Salmo salar. Vergr. 430 ×

„ 18. Teil eines Querschnittes durch die Chordascheide und den knöchernen Wirbel von Salmo salar von 3 cm Länge. Vergr. 1100 ×

„ 19. Querschnitt durch den unteren Teil eines Wirbelkörpers von Salmo fario von 8 cm Länge. Schwanzteil. Vergr. 160 × (Die Zellen sind etwas grösser eingezeichnet).

„ 20. Querschnitt durch die Basis des oberen Bogens eines 10 cm langen Salmo fario. Hintere Körperhälfte. Vergr. 160 ×





A. Albrecht gez.

3

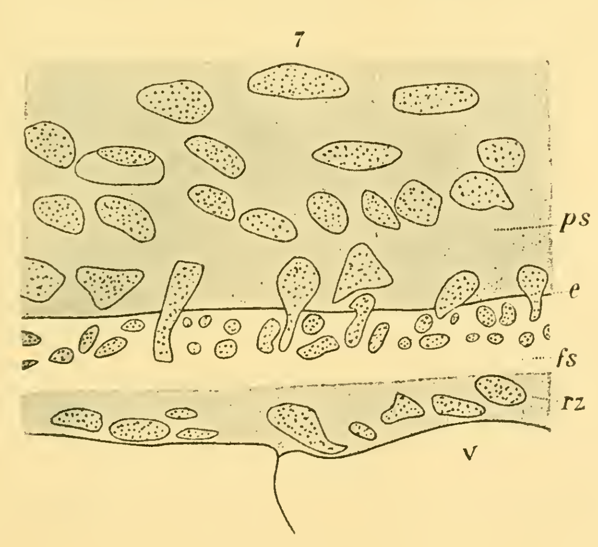
e
pr
V
k
ps

4

e
v

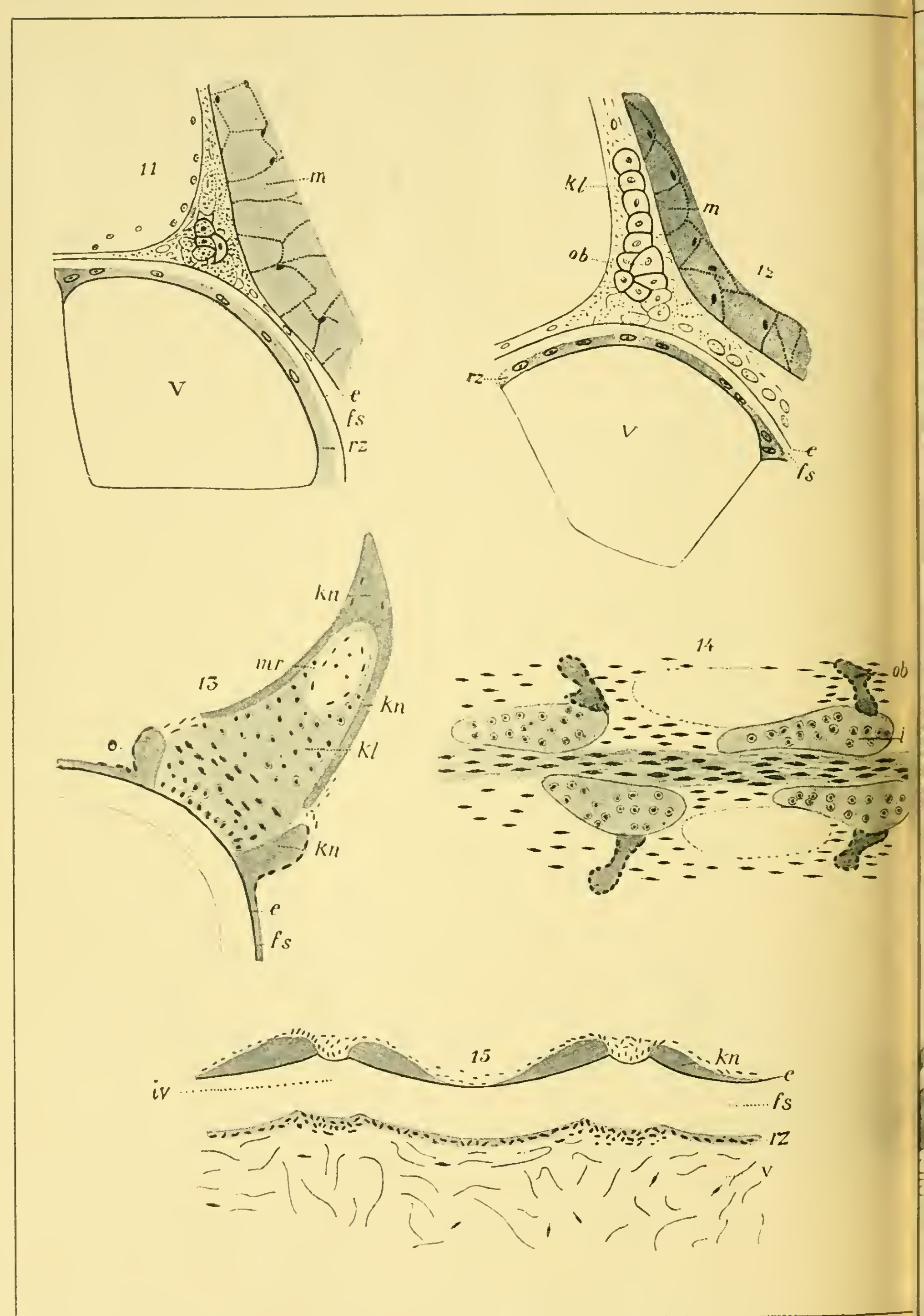
6

ps
e
fs
rz
v

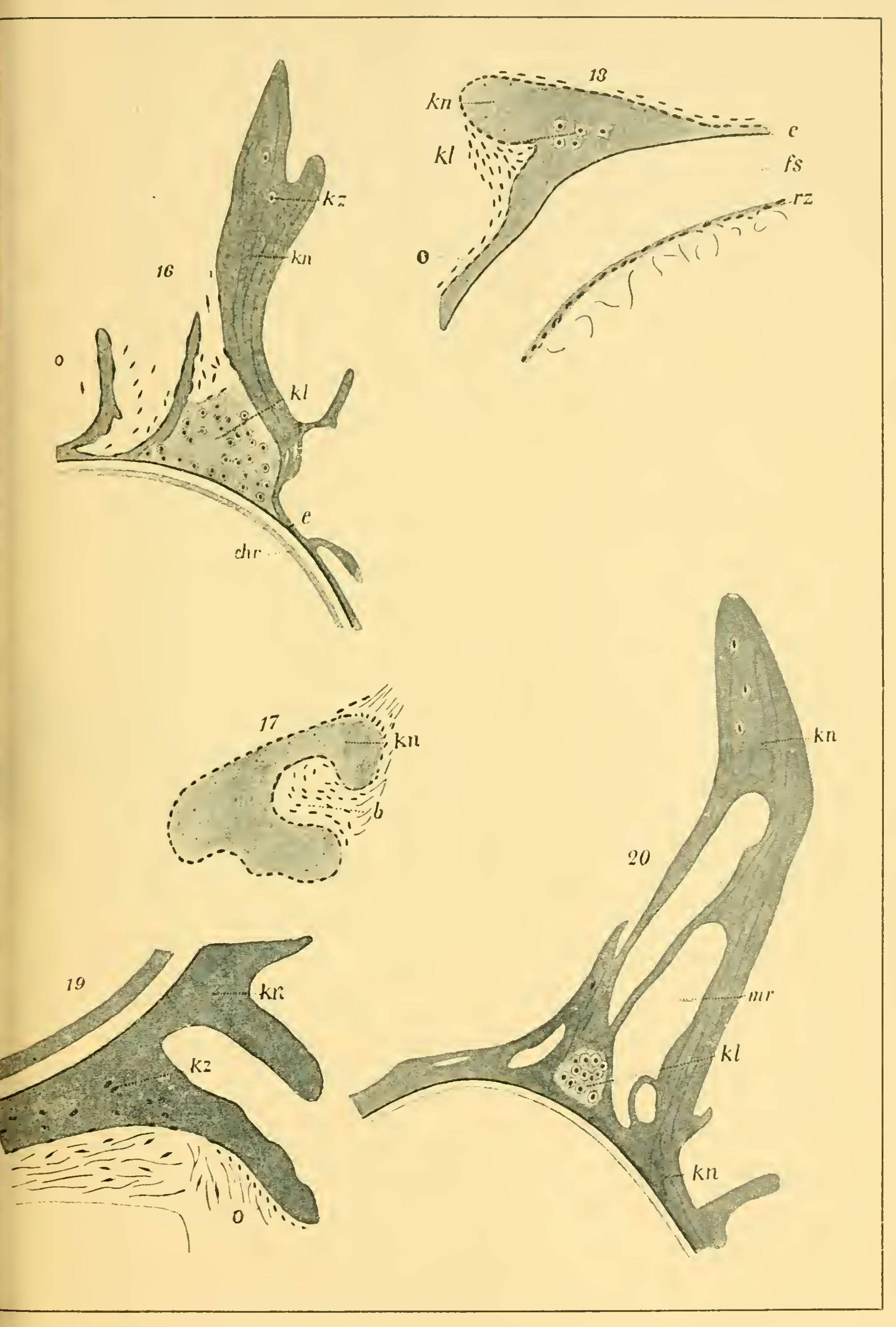








A. Albrecht gez.


16
kz
kn
o
kl
e
chr
18
kn
kl
e
fs
rz
o
17
kn
b
19
kn
kz
o
20
kn
mr
kl
kn



Lebenslauf.

Ich, Adolf Albrecht, kathol. Confession, geb. den 14. Oktober 1869 zu Brakel, Regierungsbezirk Minden, besuchte zunächst die Elementarschule und vom zehnten Lebensjahre ab die Rektoratschule meines Heimatsortes. Von Ostern 1884 ab war ich Schüler des Gymnasiums zu Paderborn und darauf der gleichen Lehranstalt zu Warburg, welch' letztere ich mit dem Zeugnis für die Prima verliess. Vom Jahre 1889 bis 1893 widmete ich mich als Militärstudierender an der tierärztlichen Hochschule zu Berlin dem Studium der Veterinär-Medicin, bestand im April 1891 das Tentamen physicum und im Juni des Jahres 1893 die tierärztliche Staatsprüfung. Nach Trier zum II. Rheinischen Husaren-Regimente Nr. 9 versetzt, wurde mir nach Verlegung genannten Regimentes nach Strassburg die Gelegenheit geboten, Vorlesungen an der dortigen Universität zu hören. Das Maturitätszeugniss erhielt ich als Externer im Juni 1900 vom Gymnasium zu Hagenau i. E.



